

Städtisches Realgymnasium

zu

Osterode in Ostpreussen.

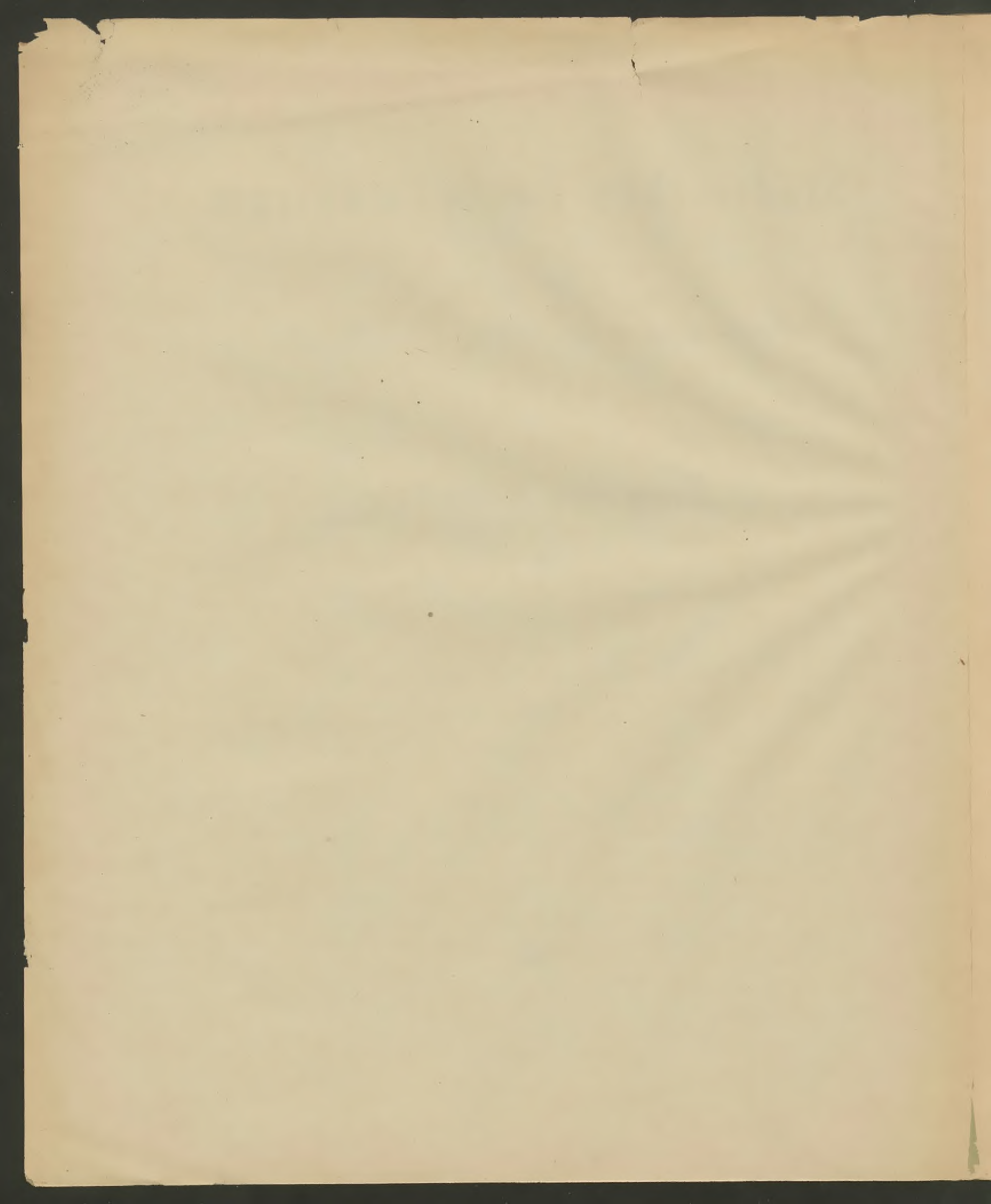
Programm-Abhandlung

Ostern 1887.

Die Marklücke der Coniferen.

Von Dr. **Carl Fritsch.**

Osterode Ostpr.
Gedruckt in der C. E. Salewski'schen Buchdruckerei.
1887.



Die Marklücke der Coniferen.

Wohl ist es eine bekannte Erscheinung bei krautigen Pflanzen, dass durch Lostrennung, Zerreissung oder Zerstörung ausgebildeter Zellen Marklücken entstehen. Dass aber durch die nicht erfolgte Streckung der Markzellen bei holzigen Gewächsen auf schizogenem Wege auch Lücken entstehen können, dafür bieten die Coniferen ein gutes Beispiel.

Die Marklücke derselben entdeckte vor nun 11 Jahren Herr Professor Caspary bei Picea excelsa, P. alba; Abies balsamea, A. pectinata, A. sibirica; Larix europaea. Ihm verdankt vorliegende Arbeit ihre Entstehung. Derselbe sagt in der betreffenden Anmerkung*): „Bei . . . . (obigen) und gewiss bei anderen Coniferen zeigt sich die merkwürdige Erscheinung, die unbekannt zu sein scheint, dass normal das Mark in seiner ganzen Breite durch eine quere Lücke an den Stellen unterbrochen ist, wo sich ein neuer Jahresschoss als Fortsetzung des vorhandenen Schosses oder ein Seitenspross anschliesst.“ Da mir von Herrn Professor Caspary das reiche Coniferenmaterial des königl. botanischen Gartens bereitwilligst zur Untersuchung überlassen wurde, so kann ich das Vorkommen der Lücke noch bei folgenden Coniferen angeben: Picea alkokiana, P. Engelmanni, P. Menziesii, P. nigra mariana, P. obovata, P. polita, P. sitchensis, P. Tschugatzkoi; Abies cephalonica, A. Fraseri, A. magnifica glauca, A. Maximowiczii, A. nobilis, A. nordmanniana, A. panachaica, A. Pindrow, A. Veitchii; Larix dahurica, L. leptolepis; Cedrus Deodara.

„Die Lücke findet sich nicht bei Tsuga canadensis; Pinus Pumilio, P. Strobus, P. Cembra, P. Laricio; Taxus baccata“, sagt Professor Caspary a. a. O. Diesen kann ich noch anfügen: Pinus silvestris; Juniperus communis, J. virginiana; Cryptomeria japonica; Taxodium sempervirens; Araucaria excelsa; Podocarpus macrophylla; Prumnopytis elegans; Gingko biloba; Cephalotaxus drupacea; Torreya nucifera. Es scheint somit das Vorkommen der Marklücke auf die Arten der Gattungen Picea, Abies, Larix und Cedrus beschränkt zu sein; allen anderen aber zu fehlen.

Die vier, in der Familie der Coniferen vereinigten Gruppen der Cupressineen, Abietineen, Podocarpeen und Taxineen bieten im Bau ihres Markes zwei Reihen, die wenn auch durch einzelne Uebergänge verbunden, dennoch scharf von einander getrennt sind, dar. So scharf ist der Unterschied im Bau des Markes, dass er leicht mit unbewaffnetem Auge wahrgenommen werden kann. Auf der einen Seite, der die Cupressineen, Podocarpeen

---

*) Caspary: Die Krummfichte. Schriften der physikal. ökonom. Gesellschaft. Königsberg 1874. Anmerkung Seite 114.

und Taxineen angehören, zeigt das Mark nichts Auffallendes; im Mark der Abietineen dagegen sieht man eine regelmässige, an die Enden der Jahrestriebe gebundene Abwechselung zwischen weissen und braunen Markschichten. Das Genauere will ich bei den wichtigsten untersuchten Arten angeben:

I. Grp. Cupressineen.

Es wurde Juniperus communis L., J. virginiana L., Cryptomeria japonica Don, Taxodium sempervirens Hook, und zwar die beiden ersten durch mehrere auf einander folgende, die beiden letzten nur im letzten und vorletzten Jahrestriebe untersucht. Besonders wurde auf das Mark in der Höhe der Seitenknospen geachtet. Immer fand sich dasselbe aus parenchymatischen, wenig verdickten und gleich grossen Zellen, die in der Jugend Stärke führen, im Alter vertrocknet und gebräunt waren, gebildet. In ganz gleichmässigem Zuge durchlief das Mark die untersuchten Äste und zeigte an keiner Stelle eine besondere Färbung. Es bot überhaupt bei der mikroskopischen Untersuchung nicht den geringsten Unterschied vom Mark der meisten Angiospermen dar.

2. Grp. Podocarpeen.

Dasselbe Verhalten zeigte das Mark von Podocarpus macrophylla Don und Prumnopytis elegans Phil., von denen die letzten und vorletzten Triebe an Seitenästen untersucht wurden.

3. Grp. Taxineen.

Das Mark von Taxus baccata L., Cephalotaxus drupacea Sieb. et Zucc. und Gingko biloba L. besteht aus ähnlichen Zellen wie das der meisten Angiospermen und stimmt im Bau vollkommen mit dem der vorhergehenden Coniferen überein. Dagegen zeigt Torreya nucifera Sieb. et Zucc. eine Abweichung. Zur Untersuchung diente ein frischer dreijähriger Seitentrieb, der im zweiten und dritten Jahre Knospen gebildet hatte. Während das Mark des Triebes nichts vom allgemeinen Typus Abweichendes zeigte, war etwas über dem Abgange des Knospenmarkes ersteres von einer vier Zellen breiten Scheidewand durchsetzt, welche ihre convexe Seite nach oben kehrte. Der Längendurchmesser dieser Zellen steht senkrecht auf dem Längendurchmesser der regelmässigen Markzellen; die Zellwände sind stärker als gewöhnlich verdickt. Durch Jod liess sich am 12. Juli 1884 sowohl in der Scheidewand, wie im übrigen Marke, Stärke nachweisen. Erwähnen will ich, das Torreya sich durch die am Aste bleibenden Knospenschuppen von den übrigen Taxineen unterscheidet und an die folgende Gruppe erinnert.

4. Grp. Abietineen.

Hier zeigt das Mark in seinem Bau die grössten Verschiedenheiten. Während auf der einen Seite Tsuga ein Mark, welches durch das Auftreten querliegender Binden von verdickten Zellen an Torreya erinnert, besitzt, finden sich bei Abies und Picea dieselben verdickten Zellen, unterhalb derselben aber auch eine Lücke, welche das ganze Mark quer durchbricht. Bei Larix ist in einigen Zweigen die Lücke nachweisbar, in anderen nur die Scheidewand, und bei Pinus fehlt beides, obwohl das Mark an der Abgangsstelle der Seitenäste eine auffallende Bräunung hat. Araucaria endlich zeigt ein regelmässig gebautes, den Cupressineen ähnliches Mark.

1. Abies balsamea Mill.

Diese nordamerikanische Tanne zeigt in der Höhe der Seitenäste eine das Mark quer durchsetzende Scheidewand, die aus fünf bis acht Zellreihen bestehend, bald gerade, meist aber etwas gewölbt erscheint. Die Wölbung ist bald der Spitze, bald dem Grunde zugekehrt, öfters in der Mitte eingesenkt An ihre obere Zellreihe setzt sich das Mark, während die untere öfters an einen Hohlraum grenzt.

In der ruhenden Knospe ist diese Scheidewand ebenfalls deutlich; sie trennt das Knospenmark vom Mark des vorhergehenden Jahrestriebes. Die Markzellen dieses sind in der Nähe der Scheidewand rundlich eiförmig und theilweise ohne Inhalt und mit gebräunten Zellwänden, teilweise auch mit Protoplasma und Stärke gefüllt und mit farblosen Wänden. Diese letzteren Zellen, — ich will sie lebensfhäig, die ersteren im Gegensatz dazu abgestorben nennen, ohne mir deshalb ein Urteil über ihre physiologische Thätigkeit zu erlauben, — grenzen mit ihren Wänden eng an einander und schliessen kleine tetraedrische Zwischenzellräume ein; die ersteren dagegen sind mehr oder weniger zusammengefallen, so dass eine Berührung der Zellwände nur an wenigen Punkten stattfindet. In Folge dessen sind grosse Zwischenzellräume vorhanden, die vielleicht durch den Schnitt noch vergrössert werden. Je näher der Scheidewand, desto mehr fehlen die lebensfähigen Zellen, desto zahlreicher sind die abgestorbenen. Die letzten Reihen bestehen nur aus diesen. Häufig haben sie jeden Zusammenhang mit den Scheidewandzellen verloren, zuweilen aber grenzen sie hie und da vereinzelt an diese. So findet sich hier ein grosser Zwischenzellraum, die Marklücke.

In der fortwachsenden Spitze, an der sich eine einzelne Spitzenzelle nicht findet, besteht das Mark im Längsschnitt aus vier- bis sechseckigen, mit Protoplasma und Stärke angefüllten Zellen, deren Wände wenig verdickt sind. Die Länge und Breite der Zellen ist sehr verschieden.

Im älteren Jahrestrieb sind die Markzellen bedeutend in die Länge gestreckt, zwei- bis viermal so lang wie breit. Diese stehen senkrecht auf den Scheidewandzellen. Doch nicht der ganze Trieb besitzt gleiche Zellen. Verfolgt man die Markzellen von einer Scheidewand zur Spitze des Triebes, so erkennt man, dass diese langen Zellen mehr und mehr durch kurze ersetzt werden, dass der Zusammenhang zwischen den einzelnen Zellen lockerer wird. Bald treten einzelne kubische Zellen auf. Ja in der Nähe der jüngeren Scheidewand besitzen die Zellen nicht einmal mehr Zellwände, die sich unter deutlichen Winkeln schneiden, sondern sie haben eine runde oder eiförmige Gestalt angenommen; ihr Zusammenhang ist der grossen Zwischenzellräume wegen äusserst lose, ihr Inhalt mehr oder weniger gebräunt. Sie zeigen grosse Neigung selbst am befeuchteten Messer zu kleben und fortgerissen zu werden. In jüngeren Ästen liegen sie öfters der Scheidewand fest an, in älteren sind sie zusammengefallen, vertrocknet. Dadurch wird eine Lücke gebildet.

Ähnlich ist das Mark in den vorhergehenden Jahrestrieben gebildet. Da der typische Bau der Lücke in drei auf einander folgenden Jahren keine Abweichungen zeigt, so folgere ich, dass diese eben dargelegten Verhältnisse sich auch in allen Ästen wiederfinden werden. Die Lücke findet sich demnach nicht in jedem Ende eines Jahresschosses oder in jedem Grund eines Seitensprosses. Vielmehr richtet sich ihr Vorkommen nach dem Alter des Triebes; je älter der untersuchte Trieb, desto sicherer darf man auf das Vorhandensein einer Lücke rechnen, weil in diesen die abgestorbenen Zellen immer zahlreicher und mehr vertrocknet sind. Sie zeigt sich namentlich in trocknen Ästen gross und

deutlich. In älteren lebenden ist sie, je nachdem der Schnitt geführt wird, bald mehr, bald weniger deutlich. Schnitte, von der Spitze zum Grunde geführt, geben eine grössere, in umgekehrter Richtung geführte, eine kleinere Lücke, weil die Zellen durch das Messer bald zusammengeschoben, bald von einander getrennt werden Immer aber verkleinerte sich die Lücke noch, wenn ein Tropfen Wasser hinzugegeben wurde, da dann die Zellwände ihre alte Spannung und Form erhielten. Die Lücke entsteht niemals durch Teilung oder Zerreissung besonders dazu ausgebildeter Zellen, sondern ist ein vergrösserter Zwischenzellraum. Ihre Grösse ist auch nichts primäres, von vorne herein Angelegtes, sondern etwas sekundäres, von dem Alter und der Feuchtigkeit des Astes Abhängiges. Ein Grund für ihr Entstehen ist das Zusammenfallen der obersten Markzellen eines Jahresschosses, welchem die tiefer liegenden, gewöhnlichen Markzellen und die höher liegenden Scheidewandzellen ihrer stärker verdickten Wände wegen nicht folgen können.

Doch ist nicht zu verkennen, dass die Grösse auch von dem Wachstum des Astes abhängig ist. Wenn sich die Holzzellen in die Länge strecken, so wird damit die Scheidewand weiter von den obersten Markzellen entfernt, die Lücke vergrössert. Unterbleibt die stärkere Streckung, so bleibt auch die Lücke klein, oder fehlt gänzlich.

Die Lücke ist ferner durch alle Jahrgänge hindurch von gleicher Beschaffenheit. Überall, wo sie angetroffen wurde, war sie von Luft erfüllt; niemals wurde in ihr Harz oder Flüssigkeit gefunden.

Um über die Veränderungen der Scheidewandzellen Klarheit zu bekommen, wurde in der Endknospe, sowie in den beiden vorhergehenden Jahresabschnitten der Hohlraum und die gemeinsame Wand der Scheidewandzellen gemessen. Dieserhalb wurden auch die Präparate in doppelter Weise angefertigt; es wurden einmal Medianschnitte und zweitens Schnitte durch die Axe zweiten Grades und den Grund des Jahrestriebes geführt. Die Schnitte letzter Art treffen also die Axe ersten Grades unter einem mehr oder weniger grossen Winkel, der von der Neigung der Axe zweiten Grades abhängt; da aber diese Schnitte letzter Art sich der Wagrechten annähern, so nenne ich sie horizontale Längsschnitte. Sie wurden zugleich so angelegt, dass sie durch die Axe der Knospen dritten Grades gingen.

Im Allgemeinen liegt der längste Durchmesser der Zellen senkrecht zur Wachsthumsrichtung des Astes; obwohl auch Zellen, deren Länge und Breite gleich, ja deren grösste Ausdehnung der Axe des Triebes parallel ist, getroffen werden. Primäre Zellwand ist überall deutlich; die starken sekundären Verdickungen werden von Porenkanälen durchzogen. Das Verhältniss des Längen- zum Höhendurchmesser und zur Dicke der Wand zwischen zwei Zellräumen stellt sich an den Medianschnitten im Mittel aus je fünf Messungen:

1. in der Endknospe 1881: L : H : D = 22,5 : 10 : 5,5
2. in der Endknospe 1880: L : H : D = 24,5 : 10 : 6
3. in der Endknospe 1879: L : H : D = 29 : 11 : 6,5

Die absoluten Werte für die Länge des Zellraums waren für 1881 = 0,0261 mm, für 1880 = 0,0284 mm und für 1879 = 0,0336 mm; für die Höhe des Zellraumes ergab sich 1881 = 0,0116 mm, für 1880 = 0,0116 mm, für 1879 = 0,0127 mm; die gemeinsame Wand zweier benachbarter Zellen war 1881 = 0,0064 mm, 1880 = 0,0069 mm, 1879 = 0,0079 mm stark. Somit hat in diesen drei Jahren eine Vergrösserung des Zellraumes nach Länge und Höhe, sowie eine Verdickung der Zellwände stattgefunden.

Auch die horizontalen Längsschnitte ergeben ähnliche Resultate. Das Verhältniss des Längendurchmessers zum Höhendurchmesser und zur Dicke der gemeinsamen Wand ist für

1881: L : H : D = 20,5 : 10,5 : 6
1880: L : H : D = 22 : 13 : 7,5
1879: L : H : D = 21 : 16 : 6,5

Die berechneten Messungen stellen den Längendurchmesser für 1881 = 0,0238 mm, für 1880 = 0,0255 mm und für 1879 = 0,0244 mm; die Höhe ist für 1881 = 0,0121 mm, für 1880 = 0,015 mm und für 1879 = 0,0185 mm; die gemeinsame Wand ist 1881 = 0,0069 mm, 1880 = 0,0087 mm, 1879 = 0,0075 mm dick. Zeigt auch die Längenausdehnung in 1879, sowie die Dicke der Zellwand gegen 1880 bei diesen zweiten Messungen eine Abnahme, die ihre Erklärung in der verschiedenen Stärke der untersuchten Äste findet, so ist doch gegen 1881 eine, nur durch selbstständiges Wachstum erklärliche Vergrösserung bemerkbar. Woraus der Schluss, dass die Scheidewandzellen ihr Leben länger als die übrigen Markzellen bewahrt haben, gerechtfertigt erscheint. Ist auch dieses Wachstum nicht so lebhaft und von grossen Gestaltsveränderungen begleitet gewesen, so hat doch eine Verdickung der Zellwände, sowie eine Vergrösserung der Scheidewandzellen nach allen drei Dimensionen stattgefunden.

Vergleicht man die Zahlen für die Längendurchmesser der Scheidewandzellen in den Medianschnitten und in den horizontalen Längsschnitten mit einander, so findet man, dass die Länge in den ersteren grösser ist. Sie übertrifft die letzteren 1881 um 0,0023 mm, 1880 um 0,0029 mm und 1879 um 0,004 mm. Es entspricht dieses, mit dem Alter zunehmende Plus einem stärkeren Wachstum der Scheidewandzellen in der Richtung der Mediane, also parallel der Richtung der Schwerkraft; es stimmt vollständig mit der Wachstumsart des Astes überein.

In der Teilung begriffene Zellen wurden in keiner Scheidewand, wohl aber ab und zu dünnere, der Längsaxe des Astes mehr oder weniger parallele Scheidewände angetroffen. Eine Zellvermehrung kann, wenn sie überhaupt stattgefunden, nur in einseitiger Richtung eingetreten sein. Die Scheidewand war nämlich im Mittel aus fünf Messungen, nur für 1879 sind vier Zählungen gemacht, in der Wachstumsrichtung des Astes 1881 fünf, 1880 sieben und 1879 fünf Zellen hoch. Hieraus dürfte wohl kaum eine Zellvermehrung in der Wachstumsrichtung des Astes, die die Scheidewand durch neue Zellreihen verstärken würde, abzuleiten sein. Gegen diese Annahme sprechen ferner die geringe Unterschiede in der Höhe der gemessenen Zellräume, während doch durch eine Teilung in dieser Richtung gerade die Höhe bedeutend verkürzt erscheinen müsste. Senkrecht zur Höhe bestand die Scheidewand der Länge nach 1881 aus zehn, 1880 aus neunzehn und 1879 aus fünfzehn neben einanderliegenden Zellen. Wenn also eine Vermehrung der Scheidewandzellen stattgefunden, so hat sie wahrscheinlich nur, dem Dickenwachstum des Astes folgend, zu der Verbreitung der Scheidewand beigetragen und die Zellwände sind mehr oder weniger zur Astaxe parallel angelegt.

Die Zellen haben die Form unregelmässiger Prismen mit drei oder vier, mehr oder weniger gewölbten Seiten, so dass sie bisweilen an die Eiform erinnern. Die Gestalt der Zellen an getrennten zu beobachten, war trotz der sorgfältigsten Mazeration mit Wasser, Säuren, Alkalien oder chlorsaurem Kali und Salpetersäure nicht möglich, weil sich eine einzelne Zelle nicht herauspräpariren liess. Die Zellen erscheinen ferner in der Richtung der Astaxe zusammengedrückt und besitzen stark verdickte Wände mit einfachen Poren,

die, soweit beobachtet, also bis ins dritte Jahr, geschlossen sind. Ob sie in späteren Jahren offen sind, kann ich nicht sagen.

Auch in der Zapfenaxe findet sich in der Höhe der untersten Schuppen eine ähnliche, zehn bis zwölf Zellen starke Scheidewand, doch ist unterhalb derselben keine Lücke, sondern ein eigentümliches Zellgewebe, und an dieses schliessen sich die rundlichen Markzellen, welche, dem Stiele angehörend, ohne Lückenbildung zum Astmarke übergehen. Dieses zwischen der Scheidewand und dem Mark des Zapfenstieles liegende Zellgewebe, dessen Glieder in mehr oder weniger radialen Reihen angeordnet, dünnwandig ohne Zwischenzellräume an einander liegen, widersteht der Schwefelsäure ungemein lange; durch Jod und Schwefelsäure wird es nach Quellen in Kalilauge blau. Diese in ihren Reaktionen korkähnliche Zellschicht sitzt auf dem Mark des Zapfenstieles wie ein Zündhütchen auf dem Piston, so dass das Ende des letzteren vollständig, auch zum Teil seitlich von der Scheidewand abgeschlossen ist. Dieses korkähnliche Zellgewebe findet sich in jedem Zapfen; niemals an seiner Stelle eine Lücke. Das Mark der Zapfenspindel besteht aus Parenchym mit stark verdickten, porösen Wänden; es zeigt keine Zwischenzellräume.

2. Picea excelsa Lk.

Zwischen den Knospenschuppen liegt der junge kugelförmige Trieb, an dessen Rande die Nadeln als Kerbung hervortreten. Je näher der Spitze desto kleiner sind die Nadeln; der Scheitel ist ohne dieselben. Eine einzelne Scheitelzelle war nicht vorhanden. Der Innenraum des Triebes wird von gleichmässigen kubischen Zellen mit reichem Inhalt gebildet. Unter diesen setzt eine zehn bis elf Reihen dicke Wand, quer durch das Mark. Ihre grösste Dicke liegt in der Mitte des Astes; nach den Seiten wird sie dünner, da die Zellenzahl abnimmt. Die Länge der Scheidewand von links nach rechts hängt von der Stärke des Triebes ab. Bei vier Gipfelknospen von Ästen fand ich sie zu 1,653 — 1,392 — 1,682 — 1,682 mm; im Mittel ist sie = 1,602 mm lang. Die entsprechende Dicke am Rande war = 0,145 — 0,1856 — 0,116 — 0,261 mm; im Mittel = 0,1769 mm; die Dicke in der Mitte betrug = 0,29 — 0,2958 — 0,29 — 0,348 mm, durchschnittlich = 0,306 mm, Diese Scheidewand wird am Rande meist von sechs, in der Mitte von zehn Reihen stark verdickter Zellen gebildet, welche ohne Zwischenräume an einander schliessen. Sie enthalten viel Protoplasma und einen grossen Zellkern; Stärke und Kernkörperchen konnte ich nicht erkennen. Die Verdickung ist von zahlreichen Poren durchsetzt. Die Poren erweitern sich zu kleinen Höfen; die Scheidewand zwischen denselben ist deutlich sichtbar. Ich erhielt folgende Masse, die ich im Mittel aus je fünf Messungen angebe: Länge des Porenganges = 0,0045 mm; Breite des Zellraumes = 0,0108 mm; Länge desselben = 0,0332 mm; Wandstärke zwischen zwei Zellen = 0,0098 mm. Der Durchmesser des Zellkernes im kürzeren Zellendurchmesser gemessen war = 0,087 mm, im längeren Zellendurchmesser = 0,0096 mm. Da der Anblick der Zellen und des Kernes ganz gleich ist, ob man den Medianschnitt oder senkrecht dazu einen horizontalen Schnitt führt, so folgt für den Zellkern eine etwas abgeplattete Kugelgestalt und für die Zellen selbst eine Form, die dem Rotationsellipsoid nahe kommt; das beweisst auch der Querschnitt durch die Scheidewand. Die mittlere Länge der Zellen, von Scheidewand zu Scheidewand, ist = 0,0422 mm; die Breite = 0,0198 mm.

Der untere Rand der Markscheidewand ist nicht eben, sondern zeigt Ausbuchtungen, welche es klar erscheinen lassen, dass von ihr die darunter liegenden Markzellen gewaltsam abgerissen sind. Diese Wand bildet den oberen Rand der Lücke; der untere

wird von kugligen bis eiförmigen, porösen Markzellen gebildet, die häufig durch Zwischenzellräume getrennt sind. Inhalt ist nicht vorhanden; die Zellwand hin und wieder gebräunt. Der Gesammtanblick macht den Eindruck eines vertrocknenden Zellgewebes, das nur lose am Holzrohr hängt und leicht herausfällt. Durch Wasserzusatz kann es in seine frühere Spannung gebracht und die Lücke geschlossen werden. Auf diese verkürzten Zellen folgt dann das aus langgestreckten, inhaltleeren Parenchymzellen bestehende Mark des vorjährigen Triebes. An dieses schliesst sich dann unmittelbar die Scheidewand mit ihren queren, jetzt inhaltleeren Zellen an, deren Lumen in der Breite = 0,0267 mm, in der Länge = 0,0336 mm ist. Die gemeinsame Wand zwischen zwei Zellen ist = 0,0104 mm stark.

Darunter liegt die Lücke. Es folgen die abgestorbenen, rundlichen Markzellen mit gebräunten Zellwänden, in denen die Poren nur noch äusserst selten erkennbar. Alkohol und Terpentinöl entfernte die Farbe nicht; Kalilauge lässt die Zellwand aufquellen. Diese Zellen werden seltener; es traten zwischen sie einige mit ungefärbten Zellwänden und deutlichen Poren. Letztere Zellen sind weiter abwärts in der Mehrzahl und dann folgt die gewöhnliche Zellform des Markes, die dann wieder an die Querzellen der Scheidewand grenzen.

Markzellen sowohl wie die Scheidewandzellen sind ohne Inhalt, mit ungefärbten, Zellwänden und einfachen, geschlossenen Poren.

So wiederholt sich der Bau des Markes durch jedes Jahr bis zum verfolgten neunten, in welchem die Zellräume = 0,015 mm breit und 0,0232 mm lang sind. Die Verdickung zwischen zwei Zellen war = 0,0104 mm stark. Nur die abgestorbenen und gebräunten Zellen des älteren Markes fallen beim Schneiden leichter als früher heraus wodurch dann die Lücke vergrössert erscheint. Auch in den Ästen findet man denselben regelmässigen Bau des Markes wie im Stamme.

Immer ist das Mark in der Nähe des Endes eines Jahrestriebes, nämlich da, wo äusserlich die Knospenschuppen der Rinde eingewachsen sind, von einer mehr oder weniger dicken Scheidewand, die ungefähr die Gestalt einer planconvexen Linse hat, durchsetzt. Die Zellen derselben sind eiförmig bis elliptisch; besitzen stark verdickte Wände, die von Porenkanälen häufig durchbrochen sind. Der Zellinhalt ist Protoplasma und ein grosser kugliger Zellkern. Eine Vergrösserung des Zellraumes findet mit dem Alter statt, da die Masse der Zellen älterer Scheidewände grösser als die der Endknospe sind. Dagegen zeigt das neunte Jahr, dass die Scheidewandzellen kürzer geworden sind, dass sie sich in der Richtung des Radius des Stammes verkleinert haben; was mit dem Verhalten des Markes bei Holzpflanzen übereinstimmen würde. Unterhalb der Scheidewand findet sich eine, der Grösse nach sehr verschiedene Lücke, die niemals mit Harz oder Terpentinöl gefüllt angetroffen wurde. Sie ist ein Zwischenzellraum, der durch die Streckung des Holzrohres, welcher die rundlichen älteren Markzellen nicht folgten, entstanden ist. Die Grösse der Lücke schwankt je nach dem Wassergehalt des untersuchten Teiles der Pflanze; sie ist in trockenen Pflanzenteilen grösser als in feuchten. Ja sogar in der Endknospe des Stammes wird sie während des Winters grösser als während des Frühlings gesehen.

In abgefallenen Zapfen konnte ich weder Scheidewand noch Lücke finden.

3. Larix europaea DC.

Auch bei der Lärche sind, wie bei Tanne und Fichte, die einzelnen Jahrestriebe der Äste an den manschettenartigen Knospenschuppen äusserlich erkennbar. Ihnen entsprechen im Marke aber zwei Scheidewände. Beide finden sich in allen Ästen an den Grenzen verschiedenartiger Triebe.

Das Mark wird im älteren Teile aus gestrecktem Parenchym, dessen Wände mässig verdickt und stark porös sind und unter rechten Winkeln auf einander treffen, gebildet; hin und wieder finden sich in ihm kubische Zellen. Letztere werden, je näher dem Jahresende, desto zahlreicher; ihr längster Durchmesser liegt senkrecht zur Wachstumsrichtung. Sie allein mit ihrem braunen Inhalt bilden schliesslich das Mark, doch setzen sich ohne Lücke stärker verdickte, poröse Zellen von unregelmässiger Gestalt an. Zwischen diesen und den jüngeren Markzellen geht in Form eines grossen Bogens, von der Markscheide beginnend, eine vier bis fünf Zellreihen starke Wand hindurch, deren Zellen ebenso stark wie die vorhergehenden verdickt und porös sind, die aber durch ihre Gestalt leicht auffallen. Sie sind in der Wachstumsrichtung des Astes zusammengedrückt; dagegen ist ihr Querdurchmesser bedeutend vergrössert. Ihre oberste Reihe stösst an das junge Mark.

Die Endknospe der Zweige geht meist, wahrscheinlich durch das Aneinanderschlagen der Äste während eines Windes verloren, denn häufig fehlt sie. Bedeutend umfangreicher als der Zweig sitzt sie wie eine kleine, von Schuppen umgebene Kugel an demselben. Von den ähnlichen Nadelzweigen unterscheidet sie sich dadurch, dass ihre äussersten Schuppen meist grün sind. Medianschnitte zeigen, dass das Mark aus runden Zellen, die wegen ihres lockeren Zusammenhanges und grossen Harzreichtums leicht durch das Messer entfernt werden, besteht. Hierauf folgt in der Höhe der untersten Knospenschuppen eine vierzellige, nach unten gewölbte Scheidewand; zwischen ihr und dem ältern Mark ist meist eine Lücke. Ueber der Scheidewand beginnt ein aus kubischen Zellen bestehendes Mark, das nach der Knospe zu sich erweitert und in der Erweiterung aus sehr dünnwandigen Zellen besteht. Dieses ist wiederum von dem grünen Knospenmark, welches die Gestalt eines spitzen Kegels hat, durch eine vierreihige Scheidewand stärker verdickter, blattgrünfreier Zellen geschieden.

Sonach zeigt Larix europaea sowohl in der Endknospe wie in älteren Trieben, am Jahresende abweichend von den früheren Coniferen zwei Scheidewände, unter deren erster eine Lücke in trockenen Ästen stets, in frischen, saftigen, seltener angetroffen wird. Die Markzellen zwischen den beiden Scheidewänden werden während des Wachstums verdickt; hier habe ich niemals eine Lücke gesehen.

In diesem Bau gleicht die Endknospe vollständig den Nadelzweigen. Das Mark besteht aus ebensoviel gesonderten Körpern, wie der Zweig Jahre zählt. Jeder Markkörper ist durch eine mehr oder weniger grosse Lücke vom vorhergehenden getrennt. Die meisten Zellen sind kuglig, zuweilen mit braunem Inhalt. Nach unten schliessen sie an eine zwei- bis vierzellige Wand quergestreckter Zellen, die mit den Markscheidezellen fest verbunden, wahrscheinlich durch sie und den Holzkörper nach Art der Markstrahlen hindurchgehen. Die Spitze wird von einem kurzen Kegel grüner Zellen gebildet, der von Schuppen umgeben ist und auf einer vier- bis fünfzelligen Scheidewand ruht. Zellkern und Protoplasma war in ihren Zellen deutlich; Poren und Stärke am 4, IV. 82 nicht erkennbar.

Die Seitenäste eines Hauptastes beginnen mit rundlichen, porösen und etwas verdickten Markzellen, die ohne Zwischenräume an einander schliessen. Darüber liegen kubische Markzellen, die allmählich in gestreckte übergehen. Auf diesen nur wenig Zellen hohen Markkörper folgen vier bis fünf Reihen kubischer, stark verdickter Zellen, welche nach Art der Scheidewand, nach oben concav, nach unten convex, das Mark durchsetzen. Unterhalb dieser Wand habe ich häufig, doch nicht immer, eine Lücke gesehen.

Auch das Mark in der Axe der männlichen Blüthe ist vom vorhergehenden der darunter liegenden Axe durch eine Scheidewand getrennt. Letzteres scheint eine ähnliche

Gliederung wie das der Nadelzweige zu besitzen und besteht wie dort aus runden Zellen. Das Mark der Zapfenaxe besteht aus lang gestreckten, inhaltreichen Zellen, die ihres baldigen Hinwelkens wegen bedeutendere Veränderungen nicht erleiden.

Die weibliche Blüthe hat im Stiel grüngefärbtes, in der Spindel farbloses Mark. Eine Scheidewand in der Höhe der untersten Knospenschuppen fehlt; wohl aber ist eine Reihe querliegender, wenig verdickter Zellen am äussersten Grunde des Stieles, fast noch im Holzkörper des tragenden Astes, vorhanden.

Durch das Auftreten zweier Scheidewände im Knospenmarke, die ein Stück desselben aus dem innigen Zusammenhang mit den anderen Markzellen reissen und sie zu eigener Entwickelung zwingen, weicht Larix von den anderen Abietineen ab. Da eine Lückenbildung nur zwischen der unteren Scheidewand und dem älteren Mark auftritt, so kann man den ganzen Zellcomplex, der am Grunde des jüngeren Markes liegt und sich von diesem durch die stärker verdickten und anders geformten Zellen unterscheidet, als Scheidewand auffassen. Es käme dann Larix eine dreischichtige Scheidewand zu.

4. Pinus silvestris L.

Die äusserlich von mehreren häutigen Schuppen bedeckte Endknospe war am 12. IX. 84 im Inneren vollständig grün. Das Mark besteht aus fast kubischem Parenchym mit reichlichem Protoplasma und Zellkern. Poren waren nicht sichtbar. Von den mehr rundlichen und Stärke führenden Holzzellen waren sie leicht zu unterscheiden. Durch das weitere Wachstum werden die unteren Markzellen eines Triebes bedeutend in die Länge gestreckt, während die des oberen Endes sich gleichmässiger nach allen drei Dimensionen ausdehnen.

In einem siebenjährigen Triebe zeigte das Mark folgenden, sich jedes Jahr wiederholenden Bau. Jeglicher Zellinhalt ist im Mark verschwunden. Die Zellwand besitzt eiförmig längliche, unregelmässig verteilte, undurchbrochene Poren. Die Gestalt der Zellen ist aber sehr verschieden. Zwischen langgestrecktem Parenchym liegen verschieden zahlreich kurze Zellen mit gebräunten Zellwänden. Diese letzteren nehmen je näher dem Triebende desto mehr an Zahl zu, so dass in der Höhe des nächstjährigen Astquirles nur diese braunwandigen, hier aber rundlichen Zellen vorhanden sind. Ueber den Astansatz hinaus nimmt die Zahl dieser Zellen wieder ab und es treten Zellen der vorher beschriebenen Art wieder auf. Scheidewand und Lücke habe ich hier so wenig wie in jüngeren Aststücken gefunden. Trotzdem ist man im Stande, mit unbewaffnetem Auge an der Farbe des Markes die Jahresgrenze eines Triebes anzugeben, da das ältere Mark gebräunt, das jüngere weiss erscheint.

Nach meinen Untersuchungen bietet das Mark der Araucaria excelsa, der Cupressineen, Podocarpeen und Taxineen, mit Ausnahme von Torreya nucifera, nicht den geringsten Unterschied vom Mark der meisten Angiospermen dar. Es besteht überall aus Parenchym, dessen Zellen gleich gross, wenig verdickt und ohne Zwischenzellräume an einander gelagert sind. Torreya nucifera zeigt ein ähnlich gebautes Mark, das aber in der Höhe der Axen zweiten Grades von einer Scheidewand querliegender Zellen durchsetzt ist. Diese Conifere vermittelt dadurch den Übergang zum Mark der Abietineen, bei welchen allen — mit Ausnahme der Araucaria excelsa, deren Mark im Baue mit dem der Cupressineen übereinstimmt, — am Ende des Jahrestriebes eine durch die Farbe der

Wände der Markzellen hervorgebrachte Grenze zwischen altem und jungem Marke deutlich ist. Mit der Farbe ändert sich gleichzeitig die Form und Gestalt der Markzellen. In seinem mittleren Verlaufe besteht bei ihnen allen das Mark eines Jahrestriebes aus lang gestrecktem Parenchym; am Ende des Triebes dagegen aus kubischen oder eiförmigen Zellen, welche durch mehr oder weniger häufige Zwischenzellräume einen lockeren Verband haben. Über diesen alten Markzellen findet sich eine Lücke im Marke bei den Arten der Gattungen Abies, Picea, Larix und Cedrus Deodara. Die Lücke fehlt im Marke von Tsuga canadensis und den Arten der Gattung Pinus. Oberhalb der Lücke, oder, wenn diese nicht ausgebildet, in der Höhe der Knospenschuppen findet sich im Marke eine Scheidewand quergestreckter Zellen bei Tsuga canadensis, den Arten von Abies, Picea und Larix. Die Scheidewand fehlt im Marke von Cedrus Deodora und den Pinus-Arten. Überhaupt wird das Vorkommen der Markscheidewand durch die äusserlich an der Rinde bleibenden Knospenschuppen angezeigt; alle Coniferen mit bleibenden Knospenschuppen besitzen eine das Mark quer durchsetzende Scheidewand; den Coniferen mit hinfälligen Knospenschuppen fehlt sie.

Demnach würde man, wenn der Versuch einer Einteilung der Coniferen nach den anatomischen Merkmalen des Markes gewagt werden sollte, folgende Gruppen unterscheiden müssen:

I. Coniferen ohne Lücke und ohne Scheidewand:
   1. Im Marke sind die Enden der Jahrestriebe nicht zu erkennen: Junipereen, Podocarpeen, Taxineen s. p, Araucaria excelsa.
   2. Die Enden der Jahrestriebe sind im Marke erkennbar: Pinus silvestris, P. Cembra, P. Strobus, P. mitis, P. Pumilio, P. densiflora, P. Laricio.

II. Coniferen ohne Lücke aber mit Scheidewand:
   1. Die Markzellen am Ende eines Jahrestriebes sind von den vorhergehenden und folgenden nicht verschieden: Torreya nucifera.
   2. Am Ende des Jahrestriebes ist eine andere Form von Markzellen vorhanden: Tsuga canadensis.

III. Coniferen mit Lücke, ohne Scheidewand: Cedrus Deodara.

IV. Coniferen mit Lücke und mit Scheidewand: Arten der Gattungen: Abies, Picea und Larix.

Die Scheidewand dieser drei letzten Gattungen ist keine von der geographischen Verbreitung der Arten oder äusseren Einflüssen abhängige Eigentümlichkeit. Sie findet sich ebensowohl bei europäischen, wie asiatischen und nordamerikanischen Tannen, Fichten und Lärchen. Ebenso sicher ist sie in abgestorbenen, wie absterbenden und lebenden Ästen und Stämmen vorhanden. Sie ist eine Eigentümlichkeit der gesund fortwachsenden Pflanze und findet sich immer, wie schon erwähnt, in der Höhe der bleibenden Knospenschuppen im Marke. Sie entsteht am Ende eines jeden Sommers. Auf ihre Anlage hat die Temperatur einigen Einfluss. Die Scheidewand wird nicht gleichzeitig bei allen Arten angelegt; sondern es legen die aus südlicheren, wärmeren Gegenden bei uns gezogenen Exemplare diese früher, die aus kälteren später an. Die aus dem nordwestlichen Amerika stammende Abies nobilis hatte am 17. VII 1884 noch keine Scheidewand während die in Pennsilvanien und Carolina einheimische Abies Fraseri dieselbe am 21. VII. 1884 besass; Picea Tschugatzkoi aus Sibirien und vom Altai hatte am 27. VII. 1884 noch keine Scheidewand,

aber in Picea Morinda aus dem westlichen Himalaya war sie am 17. VII. 1884 schon fertig; Picea excelsa hatte am 27. VII. 1884 noch keine Scheidewand.

Der jüngste, bei Abies Fraseri und Picea Menziesii beobachtete Zustand waren mehrere, so im Marke angelegte Zellen, dass ihr grösster Durchmesser senkrecht zur Wachstumsrichtung des Astes sich befand. Sie führten im Protoplasma Chorophyll. Die Zellen scheinen sich nicht in der Wachstumsrichtung des Astes zu vermehren, sondern in radialer, dem Dickenwachstum des Astes und Stammes folgender Richtung (Abies balsamea). Die neunjährige Scheidewand von Picea excelsa zeigt in dieser Richtung eine Verkürzung der Zellendurchmesser. Ihre Vergrösserung besteht in einer gleichmässigen Streckung nach allen drei Dimensionen des Raumes (Abies balsamea, Picea excelsa); in Ästen ist die Streckung in senkrechter Richtung die bedeutendste (Abies balsamea). Die ausgebildeten Zellen sind bald unregelmässige Prismen mit gewölbten Seiten, bald eiförmig gestaltet. Sie sind länger als die umgebenden Markzellen lebensfähig und enthalten reichlich Protoplasma und einen kugligen Zellkern; ja sie führen zu gewissen Zeiten auch Stärke. Ihre bedeutende Wandverdickung, die von zahlreichen, geschlossenen Poren durchbrochen wird, zeigt zwei Schichten; die äussere ist gewöhnlicher Zellstoff, die innere eine den Reagentien länger widerstehende Modifikation desselben. Eine Verharzung der Zellwände wurde nicht wahrgenommen, wenn auch einige Reihen der Scheidewandzellen später braune Wände erhalten (Picea polita, P. Engelmanni, P. alkokiana). Scheidewände anderer Arten haben soweit sie durch eine Reihe von Jahren verfolgt werden konnten, Zellwände von gleicher Farbe. Abgesehen von der Färbung, zeigt nur die Gattung Larix eine dreischichtige aus verschiedenen Zellformen gebildete Scheidewand; Abies und Picea nicht.

Mit der Scheidewand in innigem Zusammenhange steht die Marklücke der Coniferen in sofern als diese mit Sicherheit nur in den Arten von Abies, Picea und Larix zu finden ist. Eine Lücke ohne Scheidewand hat Cedrus Deodara; andererseits findet sich die Scheidewand, aber keine Lücke bei Torreya nucifera und Tsuga canadensis, bei welch letzterer eine Lücke noch am ersten, der veränderten Endzellen des alten Markes wegen, erwartet werden könnte.

Von diesen drei Ausnahmen abgesehen, findet sich die Marklücke in allen vegetativen Axen von Abies-, Picea- und Larix-Arten da im Marke, wo „ein neuer Jahresschoss als Fortsetzung des vorhandenen Schosses oder ein Seitenspross sich anschliesst.“ Sie liegt unterhalb der Scheidewand und über dem Ende des älteren Markes und trennt beide in ihrer ganzen Breite.

Die Marklücke ist nie durch Zerreissung oder Auflösung von Zellen entstande wohl aber durch Loslösen ganzer Zellen des Markendes eines Jahrestriebes von den Scheidewandzellen. Ihre Entstehung hängt von zwei im eigenen Bau und Leben des Holz- und Markkörpers gegebenen Verhältnissen ab. Der erste Grund ist die Veränderung der Endzellen des Markes eines Jahrestriebes.

Diese Zellen sind polyëdrisch angelegt und berühren sich mit ihren Zellwänden; später runden sie sich mehr und mehr zur Ei- oder Kugelform ab, wodurch grössere Zwischenzellräume auftreten. Dadurch wird ein lebhafterer Saftaustausch der Zellen unter sich und mit den umgebenden Zellgeweben erschwert; die Markzellen sind zu ihrer weiteren Ausbildung auf die eigenen Vorräthe angewiesen und vertrocknen nach Verbrauch derselben. Ihre wenig verdickten Wände fallen mehr und mehr zusammen. Die Zwischen-

zellräume werden namentlich zwischen den Scheidewandzellen und den obersten Markzellen grösser und bilden in ihrer Gesammtheit die Lücke. Äussere Einflüsse, wie etwa Frost oder Hitze, können zu dieser Ausbildung nicht Veranlassung gewesen sein, da die Zellen schon im Hochsommer nicht nur bei den aus dem Süden stammenden, sondern selbst bei unseren einheimischen Coniferen verkümmert sind. Der Grund dafür muss im eigenen, inneren Leben des Baumes gesucht werden.

Der zweite Grund für die Entstehung der Marklücke liegt im Wachstum des Holzkörpers, dessen Zellen sich nach ihrer Anlage bedeutend in die Länge strecken. Hierdurch wird die an der Markscheide befestigte Scheidewand von den darunter liegenden, sich nicht streckenden Markzellen des Jahresendes entfernt.

Die Lücke ist das Resultat der gemeinschaftlichen Wirkung beider Lebensvorgänge. Die Grösse derselben steht aber in innigem Zusammenhange mit jeder von beiden. So lange die Endzellen des älteren Markes sich lebenskräftig ausdehnen oder eine Streckung der Holzzellen der Jugend oder der veränderten Wachstumsweise des Klimas wegen nicht stattgefunden, so lange ist eine Lücke nicht vorhanden. Das kann zeitlich bei den einzelnen Arten, ja selbst in den verschiedenen Teilen des Exemplares sehr verschieden sein. Ich besitze z. B. Längsschnitte durch die Endknospe von Picea excelsa mit sehr verschieden grossen Lücken. Die im Winter angefertigten Präparate zeigen eine grosse deutliche Lücke; die im Frühjahre angefertigten dagegen haben teils nur spaltenförmige, teils deutliche Lücken. Immerhin wird in älteren und daher trockneren Ästen und Stämmen mit grösserer Sicherheit eine Lücke angetroffen, als in Endknospen und jungen Trieben, weil in ersteren die Holzzellen sich gestreckt, das Markende des Jahresschosses vertrocknet ist; in letzteren dagegen die Markendzellen häufiger noch lebenskräftig, ihre Zellwände durch Feuchtigkeit gespannt und die Holzzellen wenig in die Länge gestreckt sind. Sonach ist die Grösse der Lücke auch von dem Alter und der Feuchtigkeit des Stammes und der Äste abhängig. Vergessen darf schliesslich nicht werden, dass die Grösse der Marklücke auch durch die Schnittführung geändert werden kann.

Die Marklücke unterliegt demnach mancherlei Einflüssen, die auf ihre Grösse und ihr Entstehen wirken, und die Frage nach dem zeitlich zuerst eintretenden, also ursächlichen Einfluss ist nicht leicht zu beantworten, zumal die direkte Beobachtung keinerlei Anhalt bietet. Die natürlichste Ursache scheint mir die Längsstreckung der Holzzellen zu sein, denn durch sie findet alles Übrige die einfachste Erklärung. Dadurch erklärt sich leicht der lose Zusammenhang der Markzellen am Ende des Jahresschosses; ihr schnelles Absterben und Vertrocknen gleicht Zellen, die aus dem Zusammenhange gerissen sind. Deshalb erscheint es auch nicht befremdlich, wenn hin und wieder einige Markzellen an der Scheidewand sitzend angetroffen werden.

Ihrer Natur nach gehört die Marklücke zu den Luft führenden Zwischenzellräumen, niemals habe ich sie von Terpentin oder Harz, wie es Sachs in seinem Lehrbuche der Botanik IV. pag. 517 für den Stamm der Coniferen angiebt, erfüllt gesehen.

